УДК 591.48:599.537

Б. Г. Хоменко, А. П. Мангер

РЕЦЕПТОРНЫЙ АППАРАТ ВЕРХНИХ ДЫХАТЕЛЬНЫХ ПУТЕЙ У ДЕЛЬФИНОВЫХ (MAMMALIA, DELPHINIDAE)

Переход китообразных к водному образу жизни с сохранением легочного дыхания привел к глубоким морфологическим и функциональным преобразованиям всего организма, в частности, органов, связанных с дыхательной функцией — дыхала, назальных мешков, гортани. Несмотря на обилие литературных данных по общей анатомии указанных органов вопросы их интраорганной иннервации в настоящее время далеко не полностью разрешены.

Авторами было предпринято исследование источников иннервации надчерепного назального хода и гортани трех видов дельфинов: афалины (*Tursiops truncatus* Mont.), белобочки (*Delphius delphis* L.) и морской свиньи — (азовки) (*Phocaena phocaena* L.), населяющих Черное и Азовское моря. Материал фиксировали в 12-ном растворе нейтрального формалина в течение от 5—7 дней до 3 месяцев. Для выявления нервных структур и их терминальных отделов гистологические срезы импрегнировали солями азотнокислого серебра по Бильшовскому-Грос в модификации Б. И. Лаврентьева.

Изучение афферентной иннервации стенки воздухоносных мешков показало, что между строением ее различных участков и формой заложенных в них рецепторов существует определенная зависимость. Так, в наружных слоях эластической мембраны подавляющее большинство рецепторов представляет собой однотипные, свободные диффузные арборизации нервных волокон, снабжающие своими терминалями одновременно соединительную ткань, сосуды, железы и даже эпителий (рис. 1, 2). Более дифференцированные нервные окончания встречаются здесь в незначительном количестве. Нервные проводники, дающие начало этим образованиям, обладают сравнительно малым диаметром и утрачивают свою мякотную оболочку задолго до распада осевого цилиндра на терминальные ветви.

Нами обнаружены нервные окончания, иннервирующие одновременно несколько структур, чаще всего сосуды и окружающую соединительную ткань (рис. 2, *в*). Эти рецепторы известны в литературе под названием «поливалентных» (Лаврентьев, 1943; Григорьева, 1954). Структура большинства из них довольно проста: исходное нервное волокно делится на две ветви, одна из которых заканчивается на стенке сосуда, а другая — в окружающей соединительной ткани.

Б. И. Лаврентьев (1943) придает большое значение поливалентным рецепторам, считая, что они являются морфологическим выражением коротких аксон — рефлексов, осуществляющих путем антидромного проведения сосудорасширяющего импульса регуляцию местного кровообращения. Поливалентными рецепторами, по мнению Лаврентьева, следует считать также структуры, которые могут осуществлять одной своей частью рецепторную, а другой — эффекторную функцию. Е. К. Плечкова (1946) полагает, что поливалентные рецепторы представляют собой наиболее древние в филогенетическом отношении аппараты иннервации, приспособленные для поддержания прессорных реакций, которые

имеют место у низших животных и плодов млекопитающих и которые постепенно заменяются депрессорными реакциями и соответствующими рефлекторными механизмами. В последнее время Г. А. Григорьева (1954) выдвинула концепцию, согласно которой сосудисто-тканевые рецепторы регулируют обменные процессы на границе «капилляр — ткань», т. е. иными словами, они представляют собой морфологический

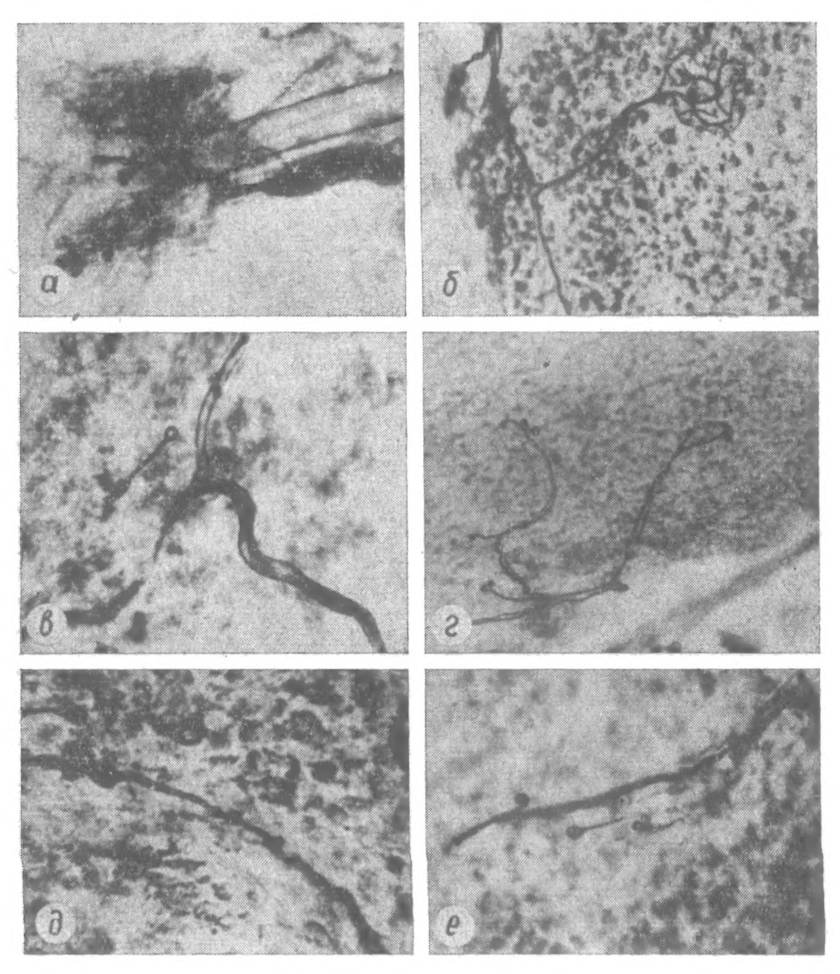


Рис. 1. Свободные рецепторы дыхала и назальных мешков у дельфиновых (импрегнация по Кампосу, об. 40, ок. 7):
а, б — кустиковидные рецепторы; *в—е* — петелькообразные и пуговчатые рецепторы.

субстрат хеморецепции. Эту точку зрения поддерживают Я. Л. Караганов (1964, 1966), А. А. Отелин, (1965), и др. Дело в том, что довольно часто одним из компонентов рецепторов поливалентного типа являются специальные клетки, которые, как показали экспериментальные работы с перерезкой нервов, являются производными шванновской глии. Такое толкование функционального назначения рецепторов поливалентного типа особенно заманчиво в свете гистохимических исследований В. В. Португалова (1955), считающего глиальные структуры периферических нервов ответственными за ферментативные и медиаторные процессы, протекающие здесь.

Таким образом, у дельфина, обладающего обильной системой кровоснабжения, сосудисто-тканевые рецепторы являются теми нервными аппаратами, через которые центральная нервная система управляет внутритканевым метаболизмом.

Другая группа нервных окончаний втречается в среднем (мышечном) слое стенки назального мешка. Мякотные волокна проникают туда

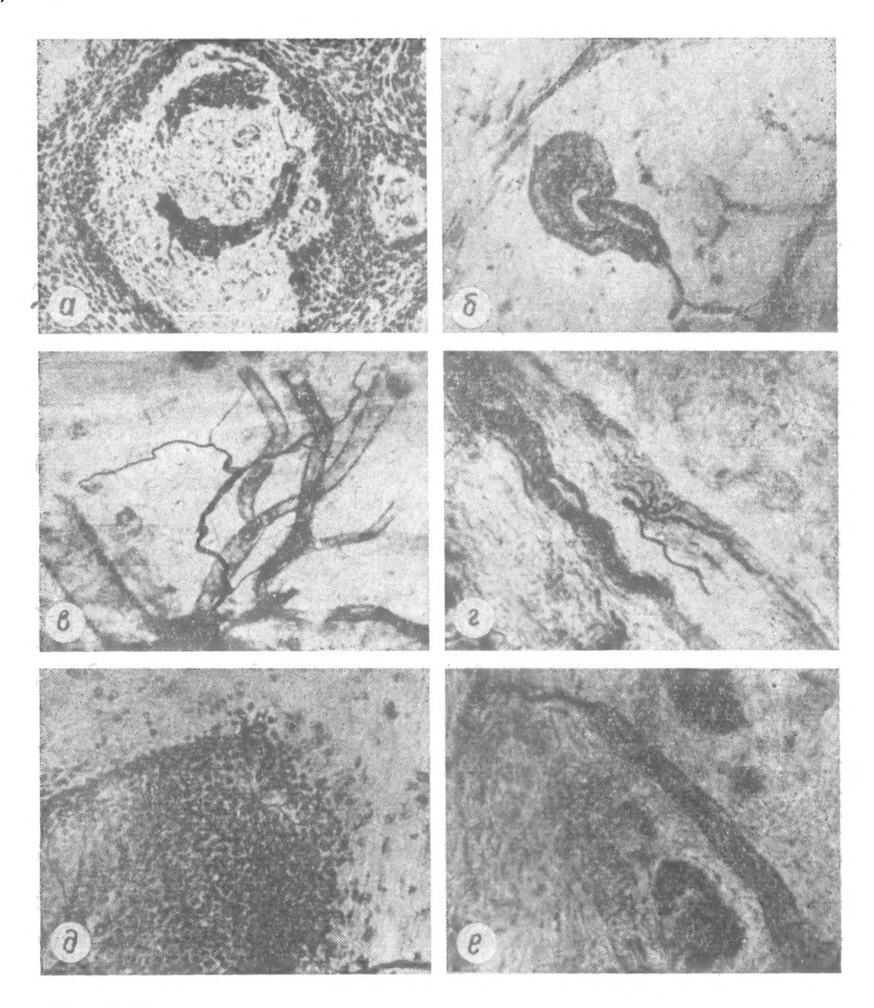


Рис. 2. Чувствительные нервные окончания дыхала и назальных мешков у дельфиновых (импрегнация по Бильшовскому-Грос, об. 20, ок. 10):

а, б, е — инкапсулированные тельца; *в* — рецептор поливалентного типа; *г* — периневральный кустик; *д* — свободные рецепторы лимфоидной железы.

вместе с безмякотными проводниками в составе общих смешанных нервных пучков. Те и другие распространяются по соединительнотканным прослойкам, связывающим между собой отдельные мышечные пучки. Часть мякотных волокон отделяется от безмякотных компонентов и проникает в промежутки между еще более мелкими группами мышечных волокон, а иногда и между отдельными мышечными клетками. Здесь, внутри соединительнотканных перегородок, они теряют мякоть и распадаются на короткие безмякотные ветви, которые вскоре переходят в кон-

цевые фибриллярные пластинки. Последние обычно расположены на специальных клетках и только в редких случаях непосредственно на мышечных элементах. Причем ядра специальных клеток крупными размерами, шарообразной формой и светлой окраской протоплазмы резко отличаются от вытянутых в длину и более темных ядер мышечных кле-

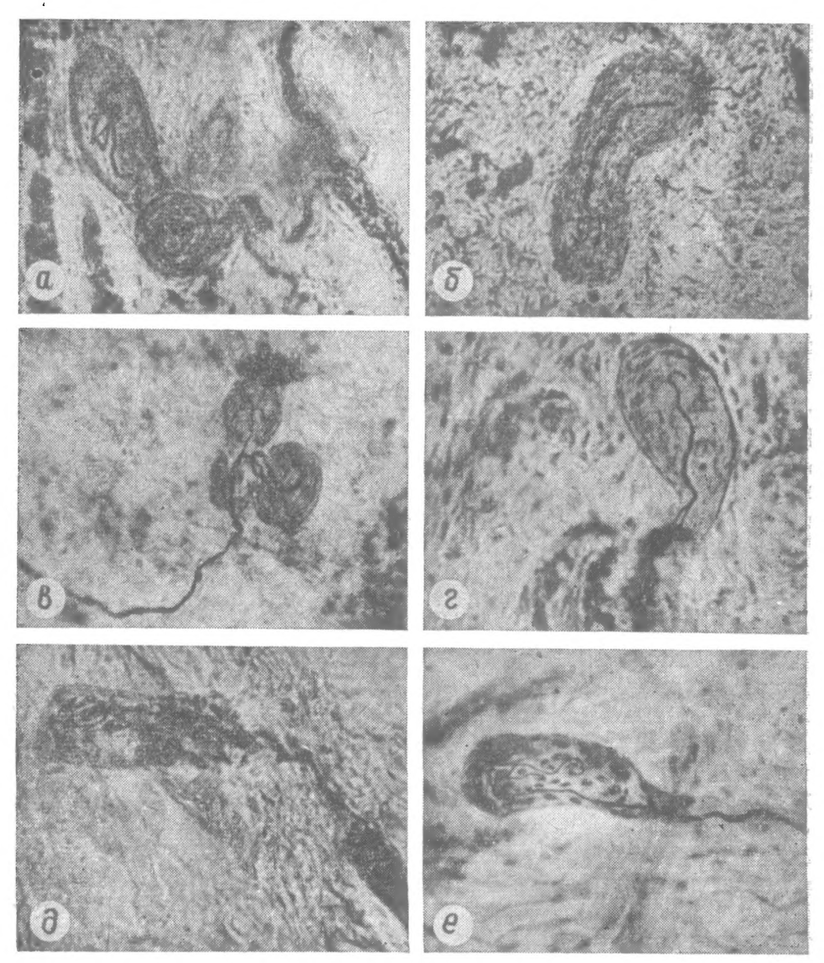


Рис. 3. Различные типы инкапсулированных нервных окончаний назального хода афалины (импрегнация по Кампосу, об. 20, ок. 7):
а — тельце Гольджи—Маццони; *б*, *г* — тельца Фатер—Пачини; *в*, *д*, *е* — колбы Краузе.

ток. По внешнему виду они сходны с ядрами шваповских клеток и играют, по-видимому, роль передатчиков возбуждения с мышцы на нервное волокно.

Наиболее многочисленную группу встречающихся в стенке воздухоносного мешка рецепторов составляют инкапсулированные нервные приборы, отличающиеся друг от друга характером терминальных образований, строением капсул и количеством оканчивающихся в тельце нервных волокон. Основная масса этих рецепторов лежит непосредственно на границе между эластической мембраной и эпителием воздухоносных мешков (рис. 2, 3).

Инкапсулированные нервные приборы типа колб Краузе (рис. 2*б*,

3*в*, *д*, *е*) расположены не только в глубоких, но и в поверхностных слоях эпителиальной оболочки, часто прилегают вплотную к эпителию, а иногда и далеко вдаются в его толщу, окруженные тонкой прослойкой соединительной ткани. У этих инкапсулированных нервных телец стенки периневрального футляра непосредственно переходят в капсулу окончания, а шванновские элементы формируют внутреннюю колбу. Величина инкапсулированных нервных приборов типа колб Краузе варьирует от 45×85 до 50×125 мкм. Отдельные терминальные веточки через межклеточные промежутки стенок колб часто выходят за пределы последних и заканчиваются в эпителии, образуя подобие свободных кустиков.

Особенности местоположения таких колб вблизи свободной поверхности эпителия стенки воздухоносного мешка представляют известный интерес в связи с указанием отдельных авторов о возможности проникновения возбудителей некоторых инфекций с поверхностей слизистой оболочки носа в периневральные щели периферических нервных волокон, а отсюда в центральную нервную систему. Большое количество концевых колб часто окружено капиллярами, но иногда находятся в тесном контакте с мелкими кровеносными сосудами. Кроме того, они прилегают к стенкам железистых образований воздухоносных мешков (рис. 2, *е*).

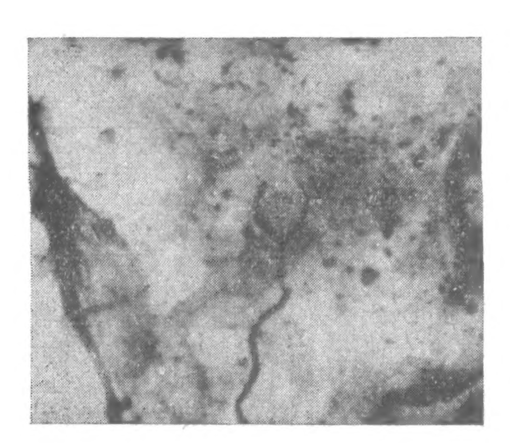
Эти околососудистые образования описаны во многих органах и тканях (Иванов, 1945), и в частности в слизистой оболочке носа их наблюдали С. А. Плетнев (1957) и В. Ф. Лашков (1958). Авторы склонны расценивать подобные структуры как рецепторные аппараты, приспособленные для восприятия раздражений, связанных с изменением тонуса сосудистых стенок.

На тангенциальных срезах в соединительнотканных сосочках, вдающихся в эпителиальную выстилку мешка, были обнаружены инкапсулированные клубочки. Количество и плотность расположения витков различны. Клубочки имеют изогнутую форму и образованы одним, реже двумя и тремя мякотными волокнами от 2 до 4 мкм в диаметре. Размеры телец 48—100 мкм. Для таких рецепторов характерна обширная внутренняя колба и капсула, составленная из 2—3 слоев клеток с небольшими вытянутыми в длину ядрами.

В некоторых случаях встречались своеобразные инкапсулированные окончания (рис. 3, *д*, *е*). Для таких чувствительных окончаний характерен особый способ образования терминалей. Нервное волокно, потеряв миелиновую оболочку, вступает во внутреннюю колбу тельца, проходит к противоположному полюсу, где поворачивает и идет обратно к месту своего внедрения. Здесь, не разветвляясь, оно делает несколько вытянутых к противоположному полюсу витков вокруг продольно расположенной петли. Получается спиралевидное расположение витков. Во внутреннюю колбу входит также тонкое безмякотное волокно, способ окончания которого установить не удалось. По-видимому, этот инкапсулированный рецептор снабжен акцессорным волокном — аппаратом Тимофеева.

Исследования интраорганной иннервации слизистой оболочки гортани дельфинов указывают на большую насыщенность ее слизистой оболочки афферентными нервными приборами. Чаще всего это просто устроенные рецепторные аппараты, состоящие из истончающихся, ветвящихся и теряющихся между клетками нитей. Кроме ветвящихся нитей окончания могут быть булавовидными, усовидными, а также в форме петель и колечек (рис. 4). Описанные окончания встречаются чаще всего в подэпителиальном слое слизистой оболочки гортани, причем наибольшие их скопления приходятся на область входа в гортань, респираторной поверхности надгортанника и черпаловидных хрящей, ограничивающих дыхательную часть голосовой щели.

В слизистой оболочке гортани дельфина встречаются и сложно построенные инкапсулированные нервные окончания. Некоторые авторы (Лашков, 1963) считают, что эти окончания присущи только гортани человека, а у животных они не встречаются. Однако на наших препаратах мы обнаружили типичные инкапсулированные нервные окончания в слизистой оболочке гортани всех изученных видов дельфинов. Распо-



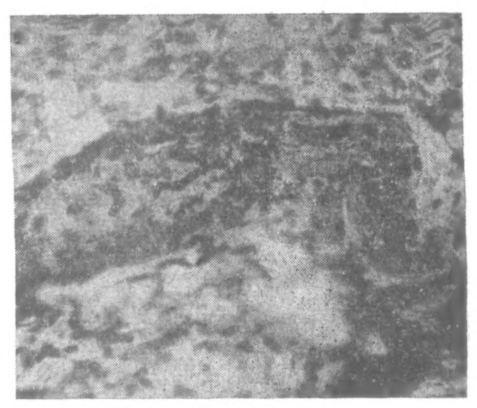


Рис. 4. Усовидное нервное окончание в слизистой оболочке респираторной поверхности надгортанника морской свиньи (об. 40, ок. 10).

Рис. 5. Единичная колба Краузе в слизистой оболочке перстневидного хряща афалины (окраска по Большовскому-Грос, об. 40, ок. 10).

ложены они, преимущественно, в подслизистом слое и представляют собой вытянутые, иногда несколько изгибающиеся образования, напоминающие колбы Краузе (рис. 5). Наибольшее количество указанных рецепторов приходится на область входа в гортань. Довольно обильно насыщена ими слизистая оболочка респираторной поверхности надгортанника, в меньшей степени — слизистая вентральной стенки гортани. В участках слизистой оболочки, покрывающей внутренние поверхности черпаловидных хрящей, а также дорсальную и латеральные стенки перстневидного хряща, обнаружить колбы Краузе удавалось лишь в очень редких случаях.

Чем ближе к эпителию расположены инкапсулированные нервные окончания, тем больше изменяется их форма. Из выгнутой они приобретают овальную и, наконец, округлую форму. В таких окончаниях хорошо заметна капсула. Внутри нее в окружении мелких, рыхло расположенных ядер иногда находится толстое нервное волокно с неровными контурами; занимающее примерно 4/5 длины капсулы. Подчас инкапсулированное нервное волокно как бы внедряется в эпителий, толщина которого в этом месте становится примерно вдвое меньше. Подобное уменьшение толщины эпителия в месте расположения нервных окончаний наблюдается не только при наличии инкапсулированных, но и над свободными неинкапсулированными окончаниями. Этот факт имеет, по-видимому, важное значение и связан не столько с иннервацией соединительной ткани и эпителия, сколько со способностью воспринимать раздражения, возникающие при движении воздуха в просвете гортани. По ходу нервных стволов и пучков, самостоятельно идущих или составляющих петли нервных сплетений слизистой оболочки гортани дельфинов, чаще всего в местах их пересечений, встречаются нервные клетки, распо-

ложенные по одной между волокнами и плотно прилегающие к ним. Иногда нервные волокна расходятся, образуя небольшое пространство, в котором находятся одна или две клетки. Некоторые стволики расщепляются на два пучка, между которыми сгруппированы нервные клетки, формирующие микроганглии (рис. 6). В составе последних количество

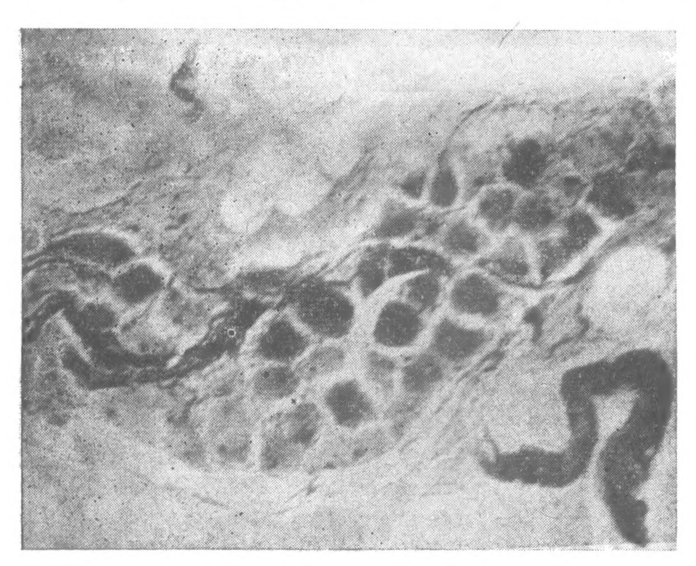


Рис. 6. Скопление ганглиозных клеток в слизистой оболочке вентральной стенки гортани белобочки (окраска по Бильшовскому-Грос, об. 40, ок. 10).

клеток различно: в одних лишь несколько, в других — десятки и даже сотни, чаще всего сконцентрированных в одном месте.

Описываемые ганглиозные клетки являются полигональными, довольно крупными, с интенсивно окрашенной нейроплазмой и большим, иногда эксцентрично расположенным ядром. По строению они напоминают клетки Догеля 2-го типа. Наибольшее их количество в виде узлов обнаружено по ходу внутренней ветви краниального гортанного нерва и в слизистой оболочке респираторной поверхности надгортанника и вентральной стенки гортани. Здесь постоянно встречаются скопления нервных клеток в виде маленьких ганглиев, часто состоящих из 3—5 нервных клеток. Эти маленькие нервные узлы находятся в местах ветвления нервных стволиков. Таким образом, в гортани дельфиновых нервные узлы встречаются чаще всего в тех местах, где много железистой ткани. Этот факт позволяет предположить, что в составе нервно-клеточного аппарата гортани имеются чувствительные нейроны, воспринимающие импульсы от желез, соединительной ткани и кровеносных сосудов. Параллельно с внуртенней ветвью краниального гортанного нерва в гортань входит краниальная гортанная артерия. Судя по тому, что крупный нервный узел постоянно расположен в месте входа в гортань краниальной гортанной артерии и ее ветвей, а в области расположения нервно-клеточного аппарата представлены кровеносные сосуды разного калибра, можно думать, что в нервных узлах гортани имеются и вегетативные нервные клетки, посылающие постганглионарные волокна к гладким мышцам сосудов.

Регуляция как внешней функции органа, так и всех внутренних процессов, протекающих в нем, осуществляется всеми этажами нервной

системы вплоть до коры головного мозга по принципу рефлекса. Местные рефлекторные дуги, замыкающиеся в нервных узлах, заложенных в самом органе, находятся в подчинении вышележащих отделов центральной нервной системы. По литературным данным (Догель, 1896; Плошко, 1896; Батырева, 1949; Колосов, 1951; Грачева, 1956; Лашков, 1958) в нервных узлах гортани имеются и чувствительные и вегетативно-двигательные клетки для гладкой мускулатуры. Если это так, то местные рефлекторные дуги гортани замыкаются именно в собственных, внутристеночных нервных узлах. При этом рецепторы, разветвляющиеся внутри ганглия, и коллатерали аксонов сигнализируют в центральную нервную систему о его функциональных состояниях, тем самым включая рефлекторные дуги следующих этажей в цепь регулирующего влияния нервной системы на гортань.

ЛИТЕРАТУРА

Батырева Г. А. К вопросу о морфологии нервного аппарата надгортанника. Канд. дис. Казань, 1949, с. 96—111.

Григорьева Т. А. Иннервация кровеносных сосудов. М., Медгиз, 1954, с. 132—136.

Грачева М. С. Морфология и функциональное значение нервного аппарата гортани. М., Медгиз, 1956, с. 7—24.

Догель А. С. Фибриллярное строение рецепторного аппарата кожи человека и животных.— Зап. АН, 1896, 17, 2, с. 3—12.

Иванов Г. Ф. Нервы и «органы» чувств сердечно-сосудистой системы. М., Медгиз, 1945, с. 116—134.

Караганов Я. Л. О нервном аппарате преддверия рта человека. В кн.: Морфологические закономерности периферической иннервации (Труды Кишиневского мед. ин-та, 1964, 23, с. 47—48).

Караганов Я. Л. К афферентной иннервации преддверия рта человека. В кн.: Вопросы морфологии нервной системы (ред. В. Н. Терновский), М., Медгиз, 1966, с. 57—59.

Колосов И. Г. Рецепторы ганглиев вегетативной нервной системы.— Архив АГЭ, 1951, № 1, с. 312—314.

Лаврентьев Б. И. Морфология рецепторов. Тез. докл. юбилейн. сессии ВИЭМ. Минск, 1943, с. 16—17.

Лашков В. Ф. К иннервации слизистой оболочки респираторной зоны полости носа. Тез. докл. XI ВСАГЭ, К., 1958, с. 71—73.

Отелин Л. А. О зависимости строения инкапсулированных рецепторов от их функций.— Вопр. физиол., 1965, № 5, с. 67—71.

Плечкова Е. К. Реакция нервной системы организма на хроническое повреждение периферического нерва. М., Медгиз, 1948, с. 136—147.

Португалов В. В. Очерки гистофизиологии нервных окончаний. М., Медгиз, 1955, с. 34—48.

Плетнев С. А. К микроморфологии иннервации респираторной области носа человека. Тез. докл. I. Белорус. конф. анат. гистол., эмбриол. и топографоанатомов. Минск, 1957, с. 109—111.

Плошко А. К. О нервных окончаниях в гортани и дыхательном горле млекопитающих. Казань, 1896, с. 19—36.

Лашков В. Ф. Иннервация органов дыхания. М., Медгиз, 1963, с. 34—37.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
23.VI 1976 г.